野生稻之集團遺傳學的研究

張 文 財[(1)] 遺著　謝 順 景[(2)] 摘譯

本篇乃張文財博士之遺稿，原題爲「野生稻の集團遺傳學的研究」，以日文寫成。張博士於民國47年至50年間曾受聘爲本所兼任研究員，對於本所之稻研究貢獻良多，惜其英年於非洲採集野生稻之旅途上遇難殉職，玆値其逝世二週年，譯者特就其斯篇著作。經徵得與其共同研究之日本國立遺傳研究所岡彥一博士之同意，就原文（原稿共 147 頁，表計33張，圖計19張，引用文獻計51篇）以中文摘要譯出，以供農藝人士參閱，亦藉以示悼念之意！如有因摘譯未妥或未能表達原意之處，概由譯者負責。　摘譯者謹識

緒　論

關於野生稻之研究及觀察過去有多編報告，其中對於考察栽培稻與野生稻之關係者，以 Roschevitz (1931) 之分類研究較爲重要。彼將稻屬之19種分爲 4 節，論及各節之特徵與地理分佈。Chatterjee (1948, 1951) 曾研究24種 (Species) 並討論其分類與栽培稻之關連性。關於染色體數，雜交可能性及種間雜種之染色體接合方面，有盛永 (1943) 、Sampath (1951)、大倉 (1933) 等之研究。此等研究結果表示，最接近栽培稻 *Oryza sativa L.* 者爲 *O. perennis* Moench 及 *O. sativa f. spontanea* Roschev 。*O. perennis* 爲多年生植物，地下莖甚爲發達，生長於較深水的沼澤地或貯水池，而 *O. sativa f. spontanea* 則爲 1 年生植物，生長於較淺水而容易乾涸的沼澤池。此等野生稻的染色體數與栽培稻相同，兩者雜交時其 F_1 之染色體接合亦正常（盛永 1943; 1948; 1959; Ramanujam 1937）。Bhaleras (1928) 曾研究野生稻之變異與栽培稻之自然雜種，並認爲Bombay 地區之 *Perennis* 型野生稻可根據各性狀之變異而分爲四型。最近 Sampath and Govindeswamy (1958) 報告說，在印度所見野生稻變異之一部分可能爲與栽培稻之自然雜交所產生者。由於此等研究可知，野生稻 (*O. perennis* 或 *O. sativa f. spontanea*) 有 *Perennis* 與 *Spontanea* 型並可看出各性狀之變異。*Perennis* 與 *Spontanea* 二型中，何種與栽培稻之起源關係最密切，栽培稻如何由野生稻產生乃爲非常有趣的問題。

日本國立遺傳研究所接受美國洛氏基金會補助，自1957年開始進行栽培稻起源的研究，其研究之一部分在臺灣由筆者擔任。本論文綜合報告野生稻之集團間與集團內變異，野生型、栽培型及介於其間之中間型之研究，野生型與栽培型間之導入雜交 (Introgressive hybridization) 及 Hybrid swarms 等研究結果。

本研究進行期間承日本國立遺傳研究所稻研究委員會補助，又承該所岡彥一博士供給材料並賜親切指導，謹誌謝忱。筆者在該所研究期間又承同所森島啓子及日向康吉兩博士之協助，在臺灣又承省立中興大學胡兆華博士及遺傳研究室各同仁之協助，本研究得以完成，謹此併謝！

材 料 及 方 法

1. 供試材料：

使用日本國立遺傳學研究所岡彥一博士在印度（1957年10月—12月）及泰國（1958年11月—12月）所採集的野生稻種子約50集團爲材料。此等系統均屬於 *O. perennis* 或 *O. sativa f. spontanea*，另外使用來自亞洲各國之栽培品種85種作爲對照種。

2. *Perennis* 型與 *Spontanea* 型之分類：

---

(1) 前臺灣省立中興大學教授，臺灣省農業試驗所兼任研究員。
(2) 臺灣省農業試驗所技正。

按照森島、岡 (1960) 的方法，將多數野生稻集團種植於日本國立遺傳研究所之溫室或短日處理圃並調查各種性狀；包括谷粒之長寬比、葉舌之長度、花藥之長度與谷長之比、穗長及一穗枝梗數之相關係數，然後分析相關行列之主要成分 (Principal component analysis) 並抽出第一及第二成分。為使兩型之差最大化，曾計算判別函數 (Discriminant function) 藉以進行兩型之分類。

3. 野生稻之栽培法：

野生稻一般休眠性强，故需先去掉谷殼；用2,000倍 Usplun 消毒30分鐘後，置於 30°C 之恆溫器內萠芽，發芽後播種於瓦盒內，成苗後再移植於本田。

4. 調查性狀及調查方法：

a 抽穗日：穗先端最初出現之日為該株之抽穗期。

b 植高：成熟時地上部之高度。

c 一穗枝梗數、一穗粒數、穗長及葉舌之長度，由各株任意取 5 個平均之。

d 花藥之長度：任意取10個花藥平均之。

e 粒重：100粒之重量。

f 粒長及粒寬：測定完整的谷粒20粒平均之。

g 芒長：任意取20粒測定之，無芒以 0 表示之。

h 氯化鉀抗性：將有幼芽 1–1.5 cm 之幼植物浸於 0.05，0.2，1.0，4.0%，各濃度之氯化鉀水溶液 24 小時，置於 30°C 之恆溫器；洗水後再置於 30°C 之恆溫器，5 日後調查每一個體之被害程度。

i 脫粒性：將5個稻穗置於有 30° 斜度之傾斜板上，用 450 g 之橡皮製滾棒輾過6次，求其脫粒百分數。

j 休眠性：取抽穗後50、90及180日之種子各30粒，作脫稃與不脫稃之發芽試驗，求其發芽勢。將發芽勢達到40（脫稃種子）及20（帶稃種子）之抽穗後日數，為該個體之休眠性，並以兩者對數之平均值表示之。

k 感光性：將同一集團之種子，分播於 5 月23日及 6 月22日之兩次，由兩者抽穗期之差計算感光性，岡 (1953，1958)。

試驗結果

一、野生稻 (*O. perennis* Moench 及 *O. sativa f. spontanea* Roschev.) 之集團間及集團內變異

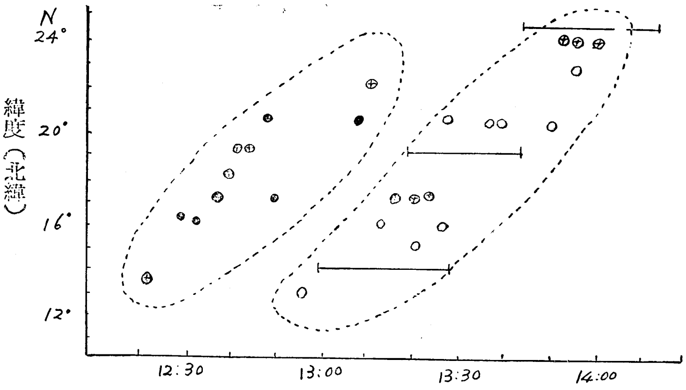
1. 野生稻集團感光性之變異

(a) 野生稻集團感光性之變異

利用岡(1953、1958)的方法調查野生稻集團間與集團內之變異，結果表示 *Spontanea* 型集團之抽穗期較 *Perennis* 型集團為早，中間型者抽穗期變異之幅度大，抽穗期遲者，界限日照時間亦遲，故 *Perennis* 型之界限日照數較 *Spontanea* 型為短。玆將野生稻原產地之緯度與界限日照時間之關係示如第 1 圖。

如第 1 圖所示，觀察集團可分為二羣，其一 (Class 1) 包括 *Spontanea* 型與中間型集團，另一羣 (Class 2) 包括 *Perennis* 型與中間型集團。兩羣均表示緯度愈低，界限日照時間愈短，兩羣之間有40分之差。將之與栽培稻品種之界限日照時間之變異比較時，可知 *Spontanea* 型集團與栽培稻略為相同。

Perennis 型與中間型一般甚强，*Spontanea* 型則較弱，其變異之大小隨不同集團而不同。又與亞洲各地的栽培稻比較時（岡1953，1958），野生稻集團均屬感光性，但栽培稻有感光性及不感光性二者（第 1 表）。



○ *Spontanea* type　　⊕ Intermediate type

● *Perennis* type　　⊢⊣ Variation range in cultivated varieties

第1圖. 界限日照時間之分佈與緯度之關係

Distribution of critical day-length in relation to latitude

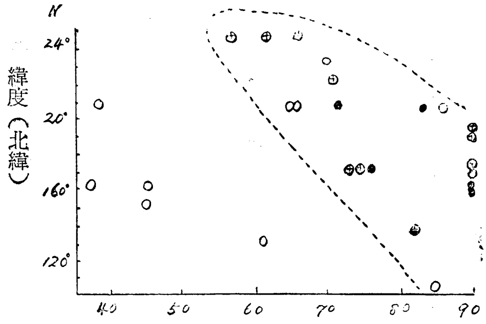
表 1. 野生稻集團間及栽培稻品種之感光性指數之變異

Table 1. Distributions of sensitivity index among wild populations and cultivated varieties of rice.

Class	Sensitivity index (TDM degree)									
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90
Wild populations										
Spontanea (Class 1)					2	2	4	5	1	2
Perennis (Class 2)								2	3	6
Cultivated varieties*	30	44	11	5	1	7	11	12	16	26

*From Oka (1963. 58)

如上所述，緯度愈低分佈於該地帶的栽培品種之感光性愈强（岡1953，1958）。此可能由於低緯度地帶日長之季節變化較少之故。如第二圖所示，在野生集團內，感光性與緯度之間亦可看出同樣的關係，但 *Spontanea* 型集團之一部分感光性低者並未包括在緯度傾斜之內。



○ *Spontanea* type　　⊕ Intermediate type　　● *Perennis* type

第2圖　感光性指數與緯度之關係

Fig. 2. Distribution of sensitivity in relation to latitude.

(b) 感光性之集團內變異

如上述所有供試集團可照第1圖之分佈情形而分之爲二羣。先就抽穗日、界限日照時間數及感光性指數照下述方法計算其遺傳成分，然後求各羣的集團間與集團內之變方。求抽穗日之遺傳變方時，假定 *Spontanea* 羣之環境變方爲4.0，*Perennis* 羣爲8.0，減去5月與6月播種兩區集團內之平均變方而求之。求栽培品種之界限日照時間及感光指數時，將抽穗最早與最遲之差爲環境變方或爲抽樣本之誤差。將印度栽培種414之界限日照時間與感光指數之標準偏差視爲環境變方，並自野生稻集團之界限日照時間與感光性指數之標準偏差之平方減去。玆將計算結果示於第2表。

表 2. *O. perennis* 及 *O. sativa f. spontanea* 之抽穗期界限日照時間與感光性指數之集團間及集團內遺傳變方

Table 2. Between-and within-populational genetic variances of heading date, critical day-length and sensitivity index in *O. perennis* and *O. sativa f. spontanea*.

Class	Heading dat		Critical day-lth		Sensitivity index	
	σ^2_s	σ^2_p	σ^2_s	σ^2_p	σ^2_s	σ^2_p
1 (*Spontanea*)	131.3	22.7	274.7	42.9	318.8	51.4
2 (*Perennis*)	120.2	37.7	218.1	68.0	56.5	13.2

σ^2_s………Variance between populations

σ^2_p………Variance within populations

(Populations of Taiwan were not included in this computation)

自第2表可知，抽穗期及界限日照時間之集團內遺傳變方，*Perennis* 羣較 *Spontanea* 羣爲大，但集團間之遺傳變方反而小。就感光性而言，*Spontanea* 羣之集團間與集團內變方均較 *Perennis* 羣爲大。此可能基於 *Perennis* 型集團抽穗期之集團內變異，主要起因於界限日照時間之不同，而 *Spontanea* 型可能由於感光性强弱之變異所致。

2. 野生稻集團間各種性狀之變異：

(1) *Perennis* 型與 *Spontanea* 型間各性狀之變異：

經調查結果，株高、一穗枝梗數、穗長及葉舌之長度，*Perennis* 型較 *Spontanea* 型爲大，但粒重及粒寬，*Spontanea* 型反而較 *Perennis* 型爲大，其他性狀之差異並不明顯。中間型之性狀介於 *Perennis* 與 *Spontanea* 型之間。栽培品種之枝梗數、穗長、粒重等較野生型爲大，脫粒性、休眠性、芒長較野生型爲小。就植高、穗長、枝梗數等而言，*Perennis* 型野生稻比較接近於栽培型，就粒重、粒長、粒寬等而言，*Spontanea* 型較接近於栽培型。

(2) 集團間及集團內各性狀之變方：

玆將 *Perennis* 型、中間型及 *Spontanea* 型各性狀之集團間及集團內變方比較如第3表。

表 3. 三型集團間及集團內遺傳變方之比較

Table 3. Comparison of three types regarding between and within-Populational genetic variances

	Relative side of between-Populational variance (%)*			Within-Populational variance (%)**		
	Perennis	Inter-mediate	*Spontanea*	*Perennis*	Inter-mediate	*Spontanea*
Plant height	9	77	86	158	87	58
Branch number	30	69	85	181	116	51
Panicle length	35	53	81	242	89	39
Spikelet number per panicle	19	27	56	136	128	36
Ligule length	17	28	17	162	83	81
Anther length	19	83	94	245	42	14
Grain weight	24	42	48	152	80	55
Grain width	44	79	84	321	69	38
Grain length	34	37	66	149	152	39
Awn length	85	84	43	119	98	92
Shedding	2	33	32	110	123	64
Dormancy index	29	8	29	189	58	75

* $\frac{\sigma^2_{Bt}}{\sigma^2_{Bt} + \sigma^2_{wn}}$ ......ratio of between-population variance to total genetic variance of a given group

** $\frac{\sigma^2_{wni}}{\sigma^2_{wn}}$ ......ratio of within population variance to that of the whole group

如第 3 表所示，植高、枝梗數、穗長、一穗粒數、粒重、粒長、粒寬、芒長、脫粒性之 9 性狀，集團間之變異 *Spontanea* 型較 *Perennis* 型爲大，但芒長表示相反的關係。就葉舌之長度與休眠性而言，*Spontanea* 型及 *Perennis* 型之集團間變異之相對大小差異不大。*Perennis* 型之集團內變方較 *Spontanea* 型爲大，中間型者表示中間的數值。

上述實驗結果可知，*Perennis* 型之集團間變方較 *Spontanea* 型爲小，而集團內變方爲大。

(3) *Perennis* 型與*Spontanea* 型，野生型與栽培型之比較：

利用如第 4 表之下欄所示公式計算各性狀之值，其結果示如第 4 表。

表 4. *Perennis* 型與 *Spontanea* 型及野生型與栽培型各性狀之差異

Table 4. t-values between *Perennis* & *Spontanea*, *Perennis* & cultivated, *Spontanea* & cultivated, and wild & cultivated.

Characters	t-values for differences between			
	Perennis & *Spontanea*	*Perennis* & cultivated	*Spontanea* & cultivated	wild & cultivated
Plant height	1.73	0.23	1.35	0.29
Panicle length	4.18	0.40	2.76	1.44
Branch number	0.39	0.61	1.00	0.56
Spikelet no. per panicle	1.27	0.72	17.84	11.25
Ligule length	0.85	0.66	1.83	0.71
Anther length	1.73	4.28	0.21	1.16

Grain weight	1.51	2.52	1.74	1.63
Grain length	0.28	0.06	0.08	0.13
Grain width	1.10	4.92	4.52	4.00
Awn length	0.44	0.54	1.40	0.82
Shedding	0.25	—	—	—
Dormaney index	0.90	—	—	—

$$\text{t-value}=\frac{\text{difference}}{\sigma^2_{Bt_1}+\sigma^2_{wn_1}+\sigma^2_{Bt_2}+\sigma^2_{wn_2}}$$

由第4表可知，*Perennis* 型與 *Spontanea* 型間，有顯著差異性的性狀有植高、穗長、粒重、一穗粒數、芒長等。野生稻與栽培稻間有差者，有休眠性、脫粒性及芒長。

3. 野生稻集團內各性狀之差異：

就採自印度之 *Spontanea* 型4集團，中間型2集團及 *Perennis* 型2集團用一穗一行法調查集團內變異。調查結果，集團內變異之幅，*Perennis* 型集團較 *Spontanea* 型爲大。*Perennis* 型集團含有較多量的遺傳變方，可能因該型屬於多年性植物，而保存多年累積的變異之故。

4. 野生稻集團內各性狀之遺傳變方及雜交率之變異：

栽培稻爲自家受精植物，而野生稻爲部分他殖性植物（岡，1956，酒井，成瀕，1958）。筆者曾用統計遺傳學的方法，求野生稻集團內之個體間（後代系統平均值間）及個體內（後代系統內）之遺傳變方，進而以統計方法推算自然雜交率。調查性狀包括谷長、谷寬及稃毛之長度，其計算方法如下：

(1) 理論上的考察：

設某集團內之1對遺傳因子 A:a 之頻度爲 $x:1-x$，該集團之雜交率爲 λ，Aa 個體之頻度爲 $2y$ 時，某代與其後代之遺傳因子型及其頻度可以下式表示之。

親代集團 Parental population 遺傳因子 Gene	頻度 Frequency		子代集團 Offspring population AA	Aa	aa
AA	$x-y$	d	$1-\lambda(1-x)$	$\lambda(1-x)$	0
Aa	$2y$	h	$\frac{1}{4}(1-\lambda)+\frac{1}{2}\lambda x$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}(1-\lambda)+\frac{1}{2}\lambda(1-x)$
aa	$1-x-y$	$-d$	0	λx	$1-\lambda x$

基於上式，酒井、井山（1959），假定 $h=0$ 而得下式

$$\sigma^2_{p'}\ (\text{双親系統內變方}) = 2(2x-2x^2-y)d^2$$

$$\sigma^2_{pp'}\ (\text{互變方}) = 2(1-\frac{1}{2}\lambda)(2x-2x^2-y)d^2$$

$$\sigma^2_{p}\ (\text{次代系統間變方}) = 2(1-\frac{1}{2}\lambda)^2(2x-2x^2-y)d^2$$

$$\sigma^2_{o}\ (\text{次代系統內變方}) = 2\lambda x(1-x)(1-\frac{1}{2}\lambda)+\frac{1}{2}y(2-2\lambda+\lambda^2)d^2$$

設此時無淘汰影響時，可成立下式（根井1953）。

$$y=2x(1-x)\frac{\lambda}{1+\lambda}$$

因此

$$\lambda=2\left(-\frac{1}{\sqrt{1-\frac{\sigma_o^2}{\sigma_p^2}}}\right)$$

另一方面假定 $h \neq 0$, $x=\frac{1}{2}$，並有淘汰影響時，上面各式卽變爲：

$$\sigma_{p'}^2=\Sigma(1-2y)d^2+\Sigma 2y(1-y)h^2$$

$$\sigma_{pp'}^2=(1-\frac{\lambda}{2})\Sigma(1-2y)d^2+(1-\lambda)\Sigma y(1-2y)h^2$$

$$\sigma_p^2-(1-\frac{\lambda}{2})^2\Sigma(1-2y)d^2+(1-\lambda)^2\Sigma\frac{y}{2}(1-2y)h^2$$

$$\sigma_o^2=\Sigma[y+\frac{\lambda}{2}(1-\frac{\lambda}{2})(1-2y)]d^2+\Sigma[\frac{y}{2}+\frac{\lambda}{2}(1-\frac{\lambda}{2})(1-2y)]h^2$$

此時如：

$$\Sigma(1-2y)d^2=D$$

$$\Sigma 2y(1-2y)h^2=H$$

代入時：

$$\sigma_{p'}^2=D+H$$

$$\sigma_{pp'}^2=(1-\frac{\lambda}{2})D+\frac{1}{2}(1-\lambda)H$$

$$\sigma_p^2=(1-\frac{\lambda}{2})^2D+\frac{1}{4}(1-\lambda)^2H$$

$$\sigma_o^2=[\frac{y}{1-2y}-\frac{\lambda}{2}(1-\frac{\lambda}{2})]D+[\frac{y}{y(1-2y)}-\frac{1}{2}\lambda(1-\frac{\lambda}{2})]H$$

利用此等式卽可推算 λ 或 $2y$ 之數值。

(2) 計算結果：

用統計遺傳學的方法，求野生稻集團內個體間（後代系統平均值間），及個體內（後代系統間）之遺傳變方，然後再用統計方法推算雜交率。調查的性狀有谷長、谷寬及稃毛之長度等，其計算方法如下：

變異原因	平均平方	期望成分
個體間(系統)*	M1	$\frac{1}{k}\sigma_e^2$ (Line) $+\sigma_o^2+n\sigma_p^2$
個體內	M2	$\frac{1}{k}\sigma_e^2$ (Plant) $+\sigma_o^2$
環境	M3	σ_e^2 (Grain)

n ：系統內之個體數。
k ：1個體之調查粒數；在抽穗期 k＝1。
* ：系統卽指實驗者，或生野性集團內個體之意。

表 5. *Spontanea* 型集團之變方成分

Table 5. Components of variances in *Spontanea* populations.

a) Grain length b) Grain with c) Apiculus hair length

	W201	W202	W203	W201	W202	W203	W201	W202	W203
$\sigma_{p'}^2$	1.5305	0.3970	0.4074	0.0132	0.0061	0.0133	0.0943	0.0315	0.1188

σ^2_e	1.5156	1.3351	1.4691	0.0087	0.0138	0.0187	0.0423	0.0738	0.0444
σ^2_p	0.5637	0.1788	0.0704	0.0026	0.0038	0.0094	0.0570	0.0072	0.0172
σ^2_o	0.2638	0.4486	0.0827	0.0047	0.0054	0.0013	0.0609	0.0233	0.0155
σ^2_e	1.1035	1.5790	1.3860	0.0096	0.0146	0.0159	0.0906	0.1036	0.0724

表 6. *Perennis* 型集團之變方成分

Table 6. Components of variances in a *Perennis* population (W207)

	a) Grain length	b) Grain width	c) Apiculus hair length
$\sigma^2_{p'}$	0.0291	0.0101	0.4072
σ^2_e	0.0731	0.0091	0.3925
σ^2_p	0.1105	0.0050	0.3570
σ^2_o	0.0757	0.0148	1.2364
σ^2_e	0.1177	0.0259	2.2051

如第5、6 表所示，在 *Spontanea* 型集團，σ^2_p 與 σ^2_o 二值有或略爲相同或較 σ^2_o 爲大之傾向，但在 *Perennis*型集團 σ^2_o 反而較 σ^2_p 爲大，又 $\sigma^2_{p'}$ 較 σ^2_p 爲大。 σ^2_p 表示原集團之 Heterogeneity， σ^2_o 則表示 Heterozygosity。又 $\sigma^2_{p'}$較 σ^2_p 爲大，亦暗示原集團爲 Heterozygous。由此事實可知， *Perennis* 型集團大部分的遺傳變量，主要以雜種性之形態保存，而 ***Spontanea*** 型集團則較爲整齊。

玆將利用筆者之公式所計算的雜交率 (λ) 與 Hetero 個體頻度 (2y) 之相互關係的一部分結果示於第 7 表。

表 7. 有顯性及淘汰影響時酒井公式之修正結果

Table 7. Sakai's formula modifier, assume that there are dominance and selection.

a) Grain lehgth

	W201 λ	W201 2y	W201 $\frac{\lambda}{1+\lambda}$		W202 λ	W202 2y	W202 $\frac{\lambda}{1+\lambda}$
H=0	0.4450	0.4356	0.3079	H=D	0.6852	0.6474	0.4065
H=½D	0.3396	0.5902	0.2535	H=2D	0.5016	0.7578	0.3340
H=D	0.2223	0.6818	0.1818	H=3D	0.3976	0.8158	0.2844
				H=4D	0.3317	0.8494	0.2490

b) Grain width

	W201 λ	W201 2y	W201 $\frac{\lambda}{1+\lambda}$	W202 λ	W202 2y	W202 $\frac{\lambda}{1+\lambda}$	W207 λ	W207 2y	W207 $\frac{\lambda}{1+\lambda}$
H=0	—	—	—	0.4216	0.5308	0.2965	0.5930	0.6498	0.3722
H=½D	0.9147	0.2028	0.4777	0.3216	0.6383	0.2433	0.5075	0.7580	0.3366
H=D	0.7668	0.3492	0.4340	0.0028	0.7343	0.0027	0.0937	0.8239	0.0856
H=2D	0.5814	0.6258	0.3676	—	—	—	0.0075	0.8782	0.0074

H=3D	0.4753	0.6494	0.3221	—	—	—	—	—	—
H=4D	0.4077	0.7192	0.2896	—	—	—	—	—	—

c) Apiculus hair length

	λ	W201 2y	$\frac{\lambda}{1+\lambda}$	λ	W202 2y	$\frac{\lambda}{1+\lambda}$	λ	W203 2y	$\frac{\lambda}{1+\lambda}$
H=0	—	—	—	0.6579	0.5601	0.3968	—	—	—
H=½D	—		—	0.4156	0.6992	0.2935	—	—	—
H=D	0.3140	0.1470	0.2826	0.2545	0.7701	0.2028	0.8537	0.0624	0.4552
H=2D	0.2148	0.3741	0.1768	0.0767	0.7716	0.0712	0.6485	0.3104	0.3933
H=3D	0.1161	0.4930	0.1040	—	—	—	0.5402	0.4526	0.3507
H=4D	0.0540	0.5681	0.0512	—	—	—	0.4711	0.5444	0.3202
		W207							
H=0	0.1274	1.0000	0.1130						

第7 表之 $\frac{\lambda}{1+\lambda}$ 表示無淘汰時之 2y值。將之與實際上之 2y 比較時，大部分爲 $2y>\frac{\lambda}{1+\lambda}$。此傾向尤以 *Perennis* 型爲顯著。由此可知，野生稻尤其 *Perennis* 型接受强烈的淘汰，其集團主要由於遺傳上 Hetero 的植物所構成。由此計算雖不容易推算雜交率，但由前述之利用酒井、井山 (1958) 之公式所計算雜交率 (Out-crossing) 之結果來看，可認爲野生稻之雜交率相當的高 (12-100%)。

5. 野生稻各形狀間之相關：

經調查結果，野生稻集團內表示「正」相關的性狀有粒長—葉舌長、粒長—枝梗數、粒長—休眠性、粒長幅比—葉舌長、粒長幅比—穗長、葉舌長—粒長、枝梗數—穗長、枝梗數—植高、枝梗數—粒數、芒長—穗長、穗長—植高、穗長—粒數、穗長—休眠性、植高—粒數等。表示「負」相關者有粒重—粒長寬比、粒長—芒長、粒長—脫粒性、粒長— $KClO_3$ 抗性、長寬比—粒寬、粒寬—葉舌長、粒寬—枝梗數、粒寬—穗長、粒寬—植高、粒寬—粒數、枝梗數—$KClO_3$ 抗性、穗長—$KClO_3$ 抗性、植高— $KClO_3$ 抗性等。

6. 野生稻集團內之再生力與稔性之變異：

野生稻集團收刈後調查其再生力，並以百分率表示之。臺中之成熟期介於 10-12 月之間，相當於乾燥期，溫度爲 20°C-24°C。因泰國及印度產野生稻大部分在乾燥期抽穗成熟，故筆者在臺中所得的數字似可代表原產地的再生力。屬於 *Spontanea* 型集團之大部分野生稻無再生力，但花粉稔實率甚高。屬於 *Perennis* 型集團之全部野生稻有再生力，但花粉稔性介於0—100%，屬於中間型者，略呈中間型之變異。在再生力高的集團內不稔性個體多，可能由於支配不稔性之遺傳因子，因無性繁殖而未被淘汰之故。由此而觀，*Spontanea* 型野生稻可能屬於一年性，主要以種子繁殖，而 *Perennis* 型則屬於多年性，以無性繁殖爲主。

二、介於栽培型與野生型之中間型（印度：Jeyyore 地區集團）之研究：

Jeypore 地區位於印度 Orissa 州之西部。在此地區可同時看見栽培與野生之二型稻，其變異亦大，因此 Ramiah (1953) 認爲本地爲栽培稻起源之二次中心。1957年岡彥一博士前往印度所採回材料中，有多數富有變異的屬於中間型者。筆者於1958年 5 月將岡博士的材料，栽培型 (Jc) 205系統，野生型 (Jw) 65 系統植於臺中並調查各種性狀。玆將研究結果述於下：

1) Jeypore 系統間各種性狀之變異：

谷長寬比與粒重之變異較大，有相似於典型的野生稻 (*Spontanea* 型與 *Perennis* 型)

者，亦有相當於栽培稻品種者。葉舌之長度、穗長、一穗粒數及一穗枝梗數之變異幅度亦甚大。休眠性與脫粒性有弱如栽培品種者，但亦有强如野生稻者。

Jeypore 栽培型及野生型二系統之感光性均甚强。普通栽培品種中有感光與不感光的兩種，但在 Jeypore 系統中不感光性者，幾乎完全不存在。此即表示 Jeypore 系統尙未完全向栽培型之方向分化。界限日照時間介於13-14小時15分，其變異之幅甚大。

2) 利用判別式所觀察的栽培型與野生型，印度型與日本型之分化：

考察野生型與栽培型或印度型與日本型時，需利用判別式組合各性狀，使兩型之差異最大化，然後研究判別值之變異。

栽培型與野生型之判別，曾利用脫粒性、100 粒重、一穗粒數、一穗枝梗數及休眠性之五性狀，所得判別式示如第 8 表之下欄。

表 8. 使用於野生型與栽培型之判別式之羣間及羣內變方及兩型間之互變方

Table 8. Variances (and covariances) between and within cultivated and wild groups and computation of a discriminant formula for classitying the two types. For each character, figures in the upper and lower lines show total and within-group variances or covariances, respectively.

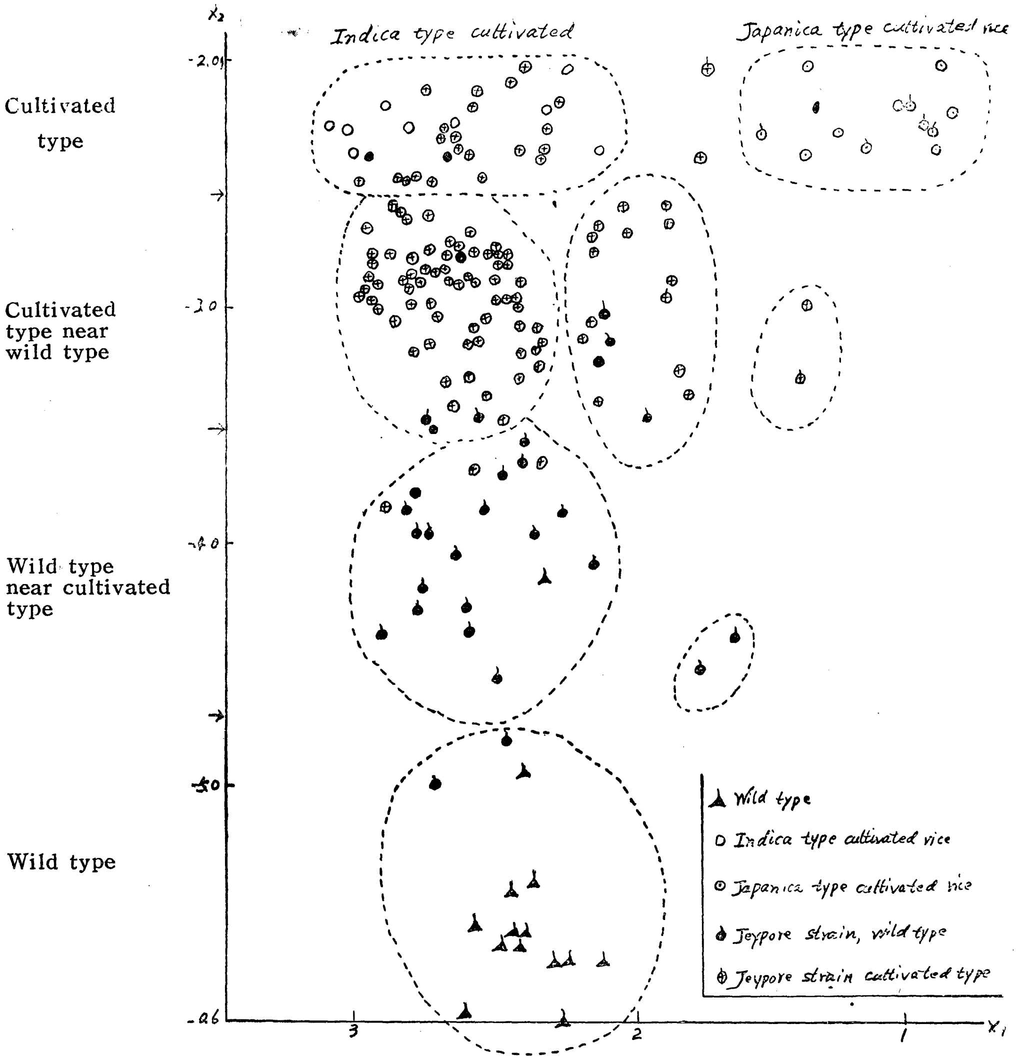
	Shedding (%)	Grain weight (gr.)	Grain num. per panicle	Rachis num. per panicle	Dormancy index	Degree of freedom
Shedding	89,118.950	—931.8205	—65,366.781	—4,192.6071	1,571.3794	1
	123.576	0.6025	—17.3608	—4.3241	0.0781	63
Grain weight		9.7431	683.470	43.8376	—17.4781	1
		0.1764	—1.1226	—0.0977	0.0098	63
Grain num.			47,945.086	3,075.185	—1,081.3927	1
Per panicle			947.793	48.6045	1.0589	63
Rachis num.				197.2416	—76.5636	1
Per panicle				4.2805	0.0395	63
Dormancy					39.0327	1
index					0.0517	43
Mean	A	B	C	D	E	
Cultivated type	4.97	2.32	113.23	10.18	2.32	
Wild type	81.08	1.52	57.40	6.59	4.30	
Difference	—76.11	0.80	55.83	3.59	—1.98	

Discriminant formula obtained:

$$X_2 = 0.0153A + 0.0128B + 0.00373C - 0.0269D - 1.000E$$

$$F = 1346.05$$

用判別式所求野生型與栽培型間變方之F值爲1346，較休眠性單一性狀最大F值 755 大的多，可知本判別式有效。又計算日本型對印度型之判別式，所用性狀有 KCl 抵抗性，低溫抵抗性、稃毛之長度、Phenol 反應及 達50%發芽率所需日數的五種，其F值變方爲604較單獨性狀 KCl 抗性 289 爲大。其次利用同樣方法所計算的野生型與栽培型之判別式 x_2 與印度型對日本型之判別式 x_1 ，加上 Jeypore 系統之調查結果，調查判別值之變異。判別值系統間變異兩式均表示連續變異。今定 x_2 及 x_1 之判別值各爲縱軸與橫軸並將 Jeypore 系統，普通野生系統及栽培系統分佈於圖面時可得第 3 圖。



第3圖 Jeypore 系統，野生型與栽培型，及印度型與日本型之判別值之分佈

Fig. 3. Distributions of scores of discriminant function for classifying wild and cultivated (X_2), and *indica* and *japonica* types (X_1)

如第3圖所示，普通栽培品種之 x_2 判別值爲 -2.5 以上，野生稻則分佈在 -0.5 以下。Jeypore 系統連續分佈於野生型與栽培型之間，而中間型者較多。系統間雖呈連續變異但爲便利起見，可分爲野生型，中間型及栽培型等，如第3圖所示者。

3) Jeypore 系統間雜種不稔性之變異：

大部分之 Jeypore 系統接近於印度型，但亦有分化或爲日本型者，乃調查 Jeypore 系統有無雜種不稔分化情形。結果表示，接近於野生型的系統，與印度型或日本型中任何一型間之雜交其 F_1 之稔性均高，但接近於栽培型者與日本型或印度型間均發生雜交不稔性。雜種不稔性之分化不一定與各性狀之分化平行發生。野生型愈接近栽培型時，可引起印度型與日本型之分化一假說，似乎可由雜種不稔性及各性狀之變異情形來證明之。

4) 由 Jeypore 系統觀察栽培稻起源之路徑：

Jeypore 地區爲與外界隔離的山地，故由外面導入日本型系統之可能性較少，然而生育在該地者，有野生型、栽培型及中間型等。此事實表示栽培稻之發生需要豐富的變異，同時暗示發生栽培型過程中，有向日本型的方向發生變異。在隔離中的山地上如何保存如上述之豐富的變異實有興趣的問題。可能因此地之環境條件變化多，因自然交配而增大遺傳變異，而此種遺傳變異被長久隔離保存之故。

三、野生稻與栽培稻之導入雜交：

印度 Madnya Pradesh 州之 Raipur 地區，在水田內有 *Spontanea* 型之野生稻以雜草狀態與栽培稻生長在一齊，最多者混合達30%以上而不易去掉。岡彥一博士於1957年11月來到比地調查結果，認爲栽培稻與野生稻之間有導入雜交的現象。此現象與栽培稻之起源有關。

將岡博士所收集的 5 個野生稻集團之種子在1958年 6 月種植於臺中，並調查抽穗期、植高、穗長、一穗枝梗數、葉舌長、芒長、稃毛長、谷長寬、100 粒重、正常花粉率、種子之休眠性等，玆將結果說明如下：

1. 集團間各性狀之變異：

集團 I (*Spontanea*) II，III，IV，(栽培品種) 內之大部分性狀呈連續變異，但集團 (*Perennis*) 與栽培型間之變異則非爲連續變異。又經調查結果，集團 II與III介於集團 I 與IV之中間，集團 V 則爲獨立，故使 I 與IV之差爲最大化而利用下述之 6 性狀計算判別式。

W……100粒谷粒重 (g)　　P……穗長 (cm)
L……葉舌長 (cm)　　G……谷長寬比
H……稃毛長 (mm)　　R……一穗枝梗數

由此所計算之判別式如下：

$$X = 0.031\ W + 0.131\ P + L - 2.656G - 0.390H + 0.199R$$

玆將上述性狀之測定值用此式所計算的數值示於第 9 表。

表 9. I—IV集團由判別值所代表的野生型程度

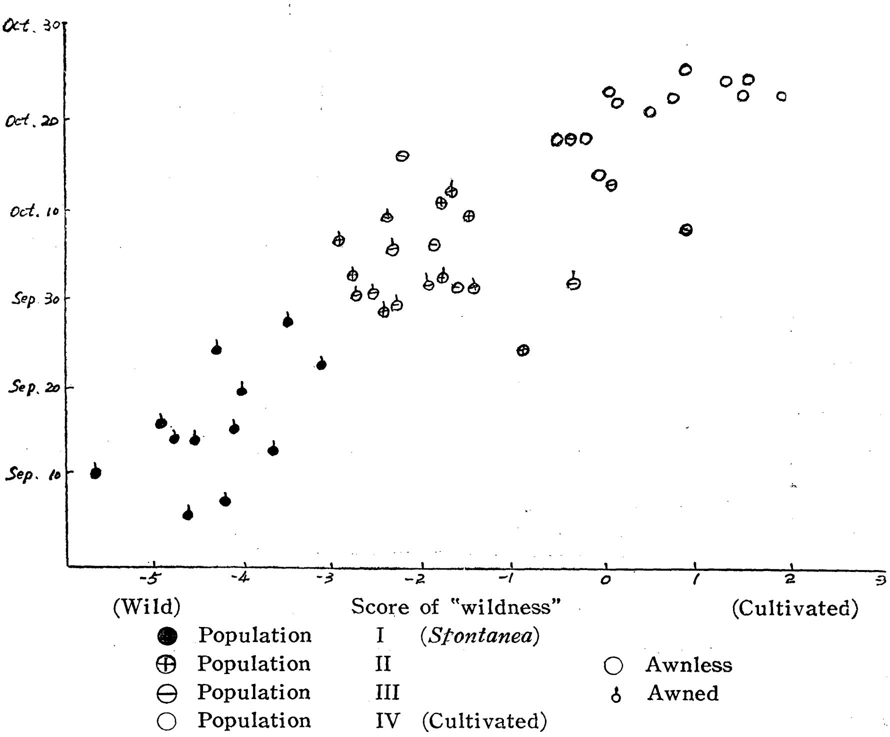
Table 9. Distributions of the score showing "wildness" in Populations I to IV.

Population	Wild										No. of
	-6	-5	-4	-3	-2	-1	0	1	2	3	lines
I (Spontanea)	1	6	10	1		1					19
II				24	27	4					55
III		1		4	8	7	5	1			26
IV (Cultivated)						4	6	14	4	2	30

第 4 圖表示各集團之抽穗 (縱軸) 與上記判別值之分佈情形。由第 4 圖可知，各性狀之變異爲連續性而介於野生型與栽培型之間。第 4 圖所示各集團之分佈與 Anderson (1949) 之各種植物之導入雜交之調查結果相似，而介於野生及栽培中間之集團 (II，III)，之野生稻可能爲野生稻與栽培稻之導入雜交之結果所產生者。

2. 集團內之遺傳變方及由此所計算之自然雜交率：

就抽穗期、谷長進行變方分析，再如上述方法計算遺傳變方 σ_p^2 (集團個體間變方) 與 σ_o^2 (個體內變方) 。谷粒大小之環境變方 σ_o^2 (Grain) 可直接由同一植物之粒間變方而求得，但不知是否相當於個體或系統間之環境變方 (井山、森島、岡，1959) 。因此首先假定爲



第4圖 Raipun 集團之不同野生型程度與抽穗期之分佈圖

Fig. 4. Scattering diagram of the score for "wildness" and heading date (On line mean basis)

$$\sigma_e^2\,(\text{Plant}) = \sigma_e^2\,(\text{Line}) = \sigma_e^2\,(\text{Grain})$$

其次假定爲；

$$\sigma_e^2\,(\text{Plant}) = 1.5\,\sigma_e^2\,(\text{Grain})$$

或假定爲：

$$\sigma_e^2\,(\text{Line}) = 2\,\sigma_e^2\,(\text{Grain})$$

對於抽穗期之 σ_e^2 在集團 IV（栽培型）假定爲3～3.5，*Spontanea* 型集團 I—III 假定爲3～4，而在 *Perennis* 型集團 V 則假定爲 4～8。此等數値根據在臺灣二期作之純系栽培稻常見之數値所推算者。玆將所推算結果示於第10表。

表10. 在 I—V 集團之變方的遺傳成分與環境成分之値

Table 10. Values of genetic and environmental components of variance in Population I to V.

Population	Heading date			Grain width*			Grain length*		
	σ_p^2	σ_o^2	σ_e^2**	σ_p^2	σ_o^2	σ_e^2	σ_p^2	σ_o^2	σ_e^2
I (*Spontanea*)***	11.67	3.63	4.00	.0044	.0013	.0175	.0313	.0419	.1175
II	23.96	2.23	4.00	.0120	.0025	.0124	.0536	.0119	.0824
III	43.45	4.19	4.00	.0236	.0060	.0166	.1267	.0262	.0746
IV (cultivated)	10.94	0.92	3.00	.0311	.0027	.0148	.0501	.0071	.0926
V (*Perennis*)	63.99	37.36	8.00	.0320	.0165	.0143	.0356	.2378	.0851

* Computed under the assumption that σ_e^2 (line)= σ_e^2 (plant)=σ_e^2 (grain)

** Values empirically assumed.

*** Since the plant number in population I was not enough, data from 5 similar populations of *O. Sativa f. spontanea* were used.

σ_p^2 Genetic component of variance between plants of the actual population or between line means in the experimental field.

σ_0^2 Genetic component of variance within plant of the actual population, or within line in the experimental field.

σ_e^2 Environmental component of variance between plants.

由第10表可知，σ_p^2 表示集團之 Heterogeneity，σ_0^2 表示 Heterozygosity。由第 9 表之數字觀之，集團 II 及 III 較集團 I (*Spontanea*) 或集團 IV（栽培型）其異型性大，並暗示此種異型性起因於雜種。又可知其他集團其異型接合性較栽培集團IV爲大。又集團 V (*Perennis*) 表示高度的異型性與雜種性。

根據 σ_0^2/σ_p^2 之比率，利用酒井、井山（1957）之公式推算自定然雜交率，其結果示如第11表。

表11. 用統計方法所推算之雜交率

Table 11. Percentages of out-crossing estimated by a biometrical method.

Population	Character used		
	Heading date	Graing width (%)	Grain length (%)
I (Spontanea)	30.8 — 25.2	24.8 — 18.6	69.2 — 69.0
II	12.2 — 8.8	18.2 — 16.4	19.2 — 16.8
III	10.8 — 8.8	21.2 — 20.2	18.0 — 16.8
IV (Cultivated)	8.0 — 0.0	9.4 — 7.4	13.0 — 9.2
V (Perennis)	44.2 — 41.2	37.6 — 37.2	over 100

由谷寬及抽穗期二性狀所得的自然雜交率 *Spontanea* 型爲 20–30 %，栽培稻爲 0–10 %（可能爲 5 %以下），集團 II 及集團 III 爲 10–20 %，恰爲其中間値。又可知 *Perennis* 型較 *Spontanea* 型自然雜交率爲高。

3. 正常花粉率及脫粒性之變異：

大部分之個體其稔性正常，但在集團 II 及 III 出現少數不稔個體。在遠緣栽培品種間之 F_1 植物常呈不同程度的不稔性。*Spontanea* 型與栽培品種之 F_1 亦有半不稔性產生。就脫粒性而言，集團型IV（栽培型）不自然脫粒，與印度型普通栽培品種相同。集團 I，II 及 III 一般脫粒容易，但 II 及 III 集團之一部分個體與集團IV同樣表示非脫粒性。

4. 種子之休眠性：

野生稻與栽培稻之種子休眠性差別甚爲顯著。野生稻成熟後數個月內因休眠性而不易發芽，但栽培稻之休眠性回恢甚快。休眠性可能對野生稻之適應性有重要的功用。

不脫穎之野生稻，集團 I (*Spontanea* 型) 或集團 V (*Perennis* 型) 有自抽穗後180日仍不發芽者，但栽培型（集團IV）在抽穗後 20～26日 卽發芽。集團 II 與集團 I 之情形大致相同，但集團IV表示介於栽培型與野生型之中間。

5. 導入雜交對栽培稻起源之功用：

如 Anderson (1949) 所示，非因生理原因而隔離的二種 (Species) 同時生長在一處時，由於相互間之雜交與回交之反覆，而產生多數中間型。兩種間在某二性狀之分佈表上現

橢圓分佈。此過程稱爲導入雜交 (Introgressive hybridization)。就環境條件而言，二種條件之間若有中間型條件存在時，即促進導入雜交之過程。筆者之研究結果自集團Ⅰ至集團Ⅳ之變異樣式與 Anderson 所說種種導入雜交所示結果相反。

野生稻與栽培稻雜交後，由於多數遺傳因子之組合，種種性狀發生甚大的變異。然而具有高度雜種性的集團Ⅱ與Ⅲ之遺傳變方，較一般 F_2 雜種之遺傳變方爲小。今設集團Ⅱ及Ⅲ係由於Ⅰ及Ⅳ集團的雜交結果所生，則該等集團之變異，可能僅爲雜交變異所留下的一部分。由此可知自然淘汰在限制遺傳的變異性。野生稻與栽培稻雜交所生集團，可能隨生育地的栽培壓力 (Cultivation pressure) 而漸次接近於栽培稻。

四、野生稻與栽培稻之 Hybrid swarm:

由印度 Orissa 州 Cuttack 郊外之 Patna 村，泰國 Chiengmai 縣 Sapotan 村及臺灣省桃園縣八德鄉所採集的野生稻各集團，形態上屬於 *Perennis* 型，但有如下述的理由，可認爲係與栽培稻所產生的 hybrid swarm。將此等集團之種子種植於臺中市中興大學，在種子繁殖第一代即出現 *Perennis* 型、*Spontanea* 型及栽培型等種種變異。

本試驗分如下之 4 個集團進行：

A. 對照集團：*Perennis* 型集團以 W207 爲對照，*Spontanea* 型集團以 W203 爲對照，前者生育在印度Cuttack 中央稻研究所附近，後者生育在前者 2Km之道路傍。

B. Patna 集團 (W213, W214)：生育在印度 Cuttack 郊外之 Patna 村，在農田上就可見 *Perennis* 型野生稻與栽培稻之混植情形。

C. Sampatoon 集團 (W218): 生育在泰國北東部 Chiegmai 市，往 Sampatoon 之 15Km處路旁之小河內，可能屬於 *Perennis–Spontanea* 型之中間型。

D. 臺灣集團 (TA. TB. 及 TC):生育在臺灣桃園縣八德鄉之 3 集團，從前認爲屬於 *O. sativa f. spontanea*，但由其地下莖來看可能屬於 *Perennis*型。

1. 對照集團與判別式：

根據森島、岡 (1959) ，進行野生集團之成分分析時可看到向 2 成分軸之方向分化的情形，一爲 *Perennis* 型對 *Spontanea* 型，二爲野生型對栽培型之二方向。爲調查集團內部變異向此二方向分化之情形，曾作出如下之二判別式。爲區別 *Perennis* 型對 *Spontanea* 型，就 23 野生集團 (*Perennis* 型 10, *Spontanea* 型 13) 之葉舌長 (L)、穗長 (P) 、一穗枝梗數 (R) 及 100 粒重 (W) 算出第一判別式 ，爲區別野生型與栽培型，用野生稻23集團與栽培品種34 集團之一穗枝梗數 (R)、100 粒重 (W) 及谷寬 (B) 算出第二判別式如下：

$$X_1 = 1 - 6L(cm) - P(cm) - 0.9R + 104W(g)$$

$$X_2 = R + 3W(g) + 4B(mm)$$

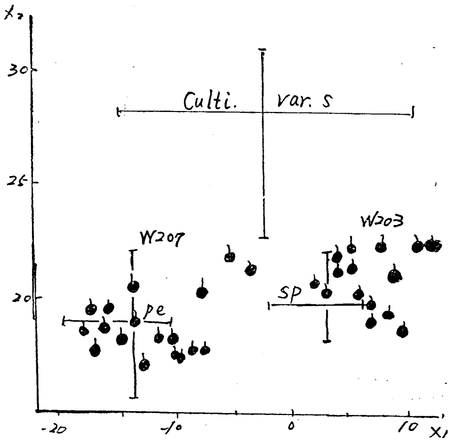
將對照區二集團用上式求判別值，其分佈情形示如第 5 圖。

2. Patna 集團 (水田中之 Hybrid swarm)：

本集團之野生植物可以芒之有無而明顯地分爲野生型及栽培型。本集團有芒個體之葉舌或穗軸較無芒個體爲短，枝梗數少，100 粒重亦少。爲明瞭本集團是否爲野生型與栽培型之單純混合集團或爲雜種集團，乃組合上述各性狀，製作使有芒與無芒間之差異最大化的判別式，並調查脫粒性及非脫粒性植物羣判別值之分佈結果，認爲兩羣判別值之變異均大。脫粒性對非脫粒性，有芒對無芒及用上述 4 性狀所計算判別值，在集團內有組換 (Recombination) 之現象。因此可知本集團之植物屬於野生型與栽培型之 Hybrid swarm。

3. Sampatoon 集團 (包括糯性遺傳因子之野生集團) ：

泰國北部及東北部之住民主要栽培糯米供爲食用，但野生稻原來爲粳稻，因此泰國之糯米地帶之野生集團若有糯性遺傳因子存在時，可根據其頻度來調查栽培稻遺傳因子如何被帶進於野生稻內。筆者利用岡彥一博士於1953年11月—12月旅行該地所採取之野生稻14集團與栽培品種 7 品種爲材料，調查胚乳對碘化鉀之反應。結果發現屬於栽培稻之 7 品種之糯性集團全部有粳性遺傳因子。根據糯性遺傳因子之頻度所計算的自然雜交率大致與普通栽培稻之雜交率相符合。



第5圖　以判別式 X_1及X_2 值所分的對照集團之分佈圖
X_1 (橫軸) 分類 perennis 型對 spontanea 型
X_2 (縱軸) 分類 野生型對栽培型

Fig. 5. Seed-raised plants of control populations scattered by scores of two discriminant formulas one (abscissa) classifying *Perennis* and *Spontanea* types and the other (ordinate) classifying wild and cultivated types
Crusiforms:
Culti······ Mean ± 2σ for Cultivated varieties. from various Asian countries. σ represents inter-variatal variation.
Pe········· Mean ± 2σ for populations of *Perennis* type, represents mean itra-populational variation.
Sp········· a Mean ± 2σ to populations of *Spontanea* type. σ represents mean intra-populational variation.

大部分之野生集團糯遺傳因子之頻度較低，但亦有少數頻度高的集團。此即表示在某種條件下產生栽培稻與野生稻的雜種集團。

W218 集團之粳 (++) 糯 ($_{wxwx}$) 及雜性 (Hetero) (+$_{wx}$) 個體的頻度，根據根井 (1953)，無淘汰作用時，某集團中之 3 遺傳因子型 AA, Aa, 及 aa 之頻度可以自然雜交率 (λ) 來決定。因此遺傳因子 A:a 之頻度 X:1－x有如下的關係：

$$f(AA)=\frac{(1-\lambda)x+2x^2}{1+\lambda}\ ;\ f(Aa)=\frac{4\lambda x(1-x)}{1-\lambda}$$

$$f(aa)=\frac{(1-\lambda)\ (1-x)+2\lambda(1-x)^2}{1+\lambda}$$

Sampatoon 集團內粳性遺傳因子之頻度 λ 爲 0.717，由糯性個體所分出之粳性粒頻度所計算之自然雜交率爲0.439。按上式所計算之 ++、+$_{wx}$ 及 $_{wxwx}$ 各遺傳因子之頻度示如第 1 2 表。

表12. 糯性遺傳因子之分離頻度

Table 12. Frequency of glutinous gene segregating-population.

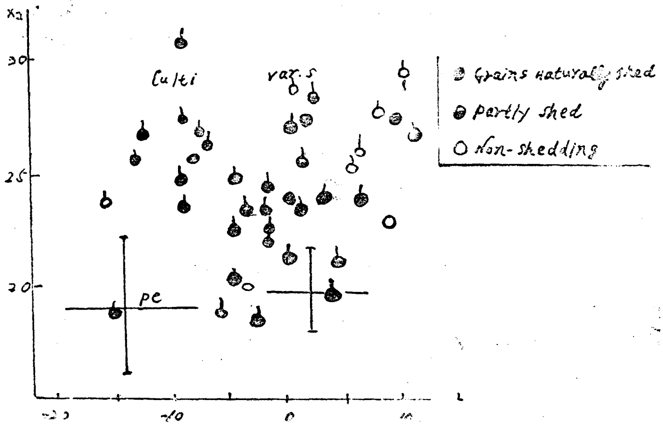
	++	+wx	wxwx	總　數
理論頻度	0.593	0.248	0.159	1.00
理論個體數	62.8	20.3	16.9	106.00
現察數	58	42	9	106
X^2	0.97	9.37	3.69	14.03 (p<0.01)

實際觀察結果，Hetero 個體較理論值爲大，糯性之 Homo 個體過少。在此集團內，Hetero 個體有利於淘汰，而糯 Homo 個體對淘汰則不利。

4. 臺灣野生集團；含有栽培稻遺傳因子之野生集團：

在臺灣桃園縣八德鄉自然生長的水稻，完全屬於野生型，但在其種子之繁殖次代即開始分離種種不同的植物來。例如在自然集團，谷粒之 Phenol 反應，全部爲 "+"，稃毛全部着色，但在次代產生多數Phenol 反應 "−" 及稃毛無色者。此即表示此等遺傳因子在自然集團以 Hetero 狀態存在。又谷粒長寬之遺傳變方，系統內變方 σ_o^2 較系統間變方 σ_p^2 爲大一事，亦可證明臺灣集團爲雜種性植物。

利用前述之 *Perennis* 型對 *Spontanea* 型 (X_1) 及栽培型對野生型 (X_2) 之判別式，求本集團後代系統的判別值，並製作其分佈表，其結果示如第 6 圖。



第 6 圖. 臺灣集團種子 *Perennis* 型及 *Spontanea* 型及中間型之變異分佈表

Fig. 6. Scatter diagram showing that seed-raised plants of Taiwan populations are distributed in a sphere from *Perennis* and *Spontanea* to cultivated types. The abscissa and ordinate represent scores given by the two discriminant formulas used in Fig.

由第 6 圖可知，次代植物之變異，如上述 Patna 集團植物同樣，分佈於 *Perennis* 型～*Spontanea* 或野生型～栽培型之間，其變異之幅度甚大。

討　　論

栽培稻大部分屬於 *O. sativa*，但在西非洲有第 2 種栽培稻屬於 *O. glaberrima*。本研究主要利用 *O. sativa* 及其近緣野生稻種爲材料，而未考慮 *O. glaberrina*，故本文中所指之栽培稻全部爲 *O. sativa*。玆將栽培稻與其近緣野生稻之遺傳學的關係與栽培稻之起源作如下的考察。*O. sativa* 的近緣野生稻有 *O. Perennis* 與 *O. sativa. f. spontanea* 之兩種 (Chatterjee, 1948, Rosehev, 1931)。*Perennis* 分佈於世界各國之熱帶地區 (Chatterjee, 1948, Sampath, 1951)。*Spontanea* 見於印度及其他亞洲之熱帶地區，但不悉是否亦存在於非洲或美洲之熱帶地區。*Perennis* 及 *Spontanea* 與栽培稻之雜種，其染色體之接合正常，F_1 植物之之稔性亦甚高 (日向、岡，1959等)。其他野生稻 *Oryza* 與栽培稻之雜種無此種近緣關係，因此可認爲 *Perennis* 與 *Spontanea* 中之一爲栽培稻 *O. sativa* 之祖先。

關於栽培稻品種之起源，有一元說與多元說之二假說。一元說者爲栽培稻品種，自一種野生稻分化而來，其分化情形甚爲顯著 (盛永、福島，1934，1935，1937，1943)。多元說者認爲栽培稻來自二種以上之野生稻 (Watt; 1891–93; Engler and Gily 1924; Roschevicz, 1931, Nandi 1936)。多元說可能有兩種想法；第一是栽培品種之分化，主要有印度型與日本型二方向，若野生稻亦有同樣分化時，印度型栽培稻應發生自印度型野生稻而日本型栽培則發生自日本型野生稻。第二是栽培稻發生自兩種以上野生種 (Species) 之雜交結果。對第一假說，在本研究中表示，在 *Perennis* 型或 *Spontanea* 型野生稻集團並無相當於印度型與日本型分化的現象。又在印度山地

所見介於野生與栽培的中間型中，可見愈接近栽培稻者，有某些印度型與日本型之分化。因此，印度型與日本型，由各相當野生種發生之假說，可能被否定。

第二假說，即栽培稻產生自不同種間之雜交 (Dr. Anderson 給岡博士的私函中有此想法)之想法，因爲不能找到其双親之假定種爲其解釋的困難。此種想法，可在小麥及其他近緣野生種複二元體之關係而得證實，但栽培稻及其近緣野生種間完全無多元體之關係。又無中間型栽培之二種野生種。本試驗中 *Perennis* 與 *Spontanea* 表示連續變異而不能分爲兩極端使栽培稻變異夾在其中間。如此考察，有關栽培稻發生，多元說之根據甚爲薄弱，因此一元說之可能性較大。

玆假定栽培稻來自富有變異的一羣野生稻爲前提，考察栽培型發生之經過其發生之機構。

關於栽培稻來自其近緣野生種 *O. Perennis* 與 與 *O. sativa f. spontanea* 二型中之何種，過去有不同的見解。Roschevicz (1931) 及 Chatterjee (1948, 1951)，基於 *Spontanea* 爲一年生而種子生產力又高之點，認之爲栽培稻之祖先。相反地，Sampath and Rao (1951) 基於 *Perennis* 分佈於 全世界而富有變異，又基於 *Spontanea* 爲 *Perennis* 與栽培稻之二次雜交產物之假說，認爲 *Perennis* 爲栽培稻之祖先。但兩說之根據均薄弱而不足。此問題可比較*Perennis* 與 *Spontanea* 各性狀變異之様式而獲答案。基此見解，筆者曾調查各性狀的集團間及集團內之變異。根據採集材料的岡博士之觀察，印度及泰國之 *Perennis* 野生型稻生長於深水地及沼澤地，而 *Spontanea* 型則生長於淺水地或乾低窪地。*Perennis* 在乾旱期生長於有少量水的濕地靠地下莖行無性繁殖，而 *Spontanea* 型爲一年生植物每年以種子繁殖。*Perennis* 型之再生力强，而 *Spontanea* 型則弱，又 *Perennis* 型集團內所見多數不稔個體，可能由於無性繁殖結果不稔性遺傳因子年年累積起來之故。*Spontanea* 型並無不稔性現象。一般而言，*Perennis* 集團在集團內保存多量的遺傳變異，而 *Spontanea* 集團之集團間差異大，此傾向以 Stebbins (1958) 之學說來說明時，可認爲 *Perennis* 型有生長於安定的環境，而 *Spontanea* 型則生長於不安定環境的特徵。又根據 Stebbins，在安定環境下，有保存多量變異之種，其近緣種爲祖先型之情形較多。由此可假定 *Perennis* 型野生稻爲栽培稻之祖先型而 *Spontanea* 型則可認爲由 *Perennis* 型所生之派生型。然而據森島、岡 (1960)，*Perennis* 型與 *Spontanea* 型不能完全分開而出現各種中間型。*O. perennis* 與 *O. sativa f. spontanea* 可能屬於同一羣 (種) 變異之兩端者。此可由筆者研究結果看到。

Perennis 型對 *Spontanea* 型之分化可能由於繁殖方法不同之差所致。由兩者變異之連續性而觀之，何者爲栽培稻之祖先型，成爲觀念上的問題，而栽培型實際上的祖先可能爲兩者之中間型。由於集團內遺傳變異豐富之點而觀，*Perennis* 型發生其他型之潛在能力較大。若假定 *Perennis* 型野生稻爲栽培稻的祖先時，是否由此型直接產生栽培型或經過 *Spontanea* 型而到達栽培型，實需待解決的問題。

森島、岡 (1961) 根據 *Perennis* 型，*Spontanea* 型及栽培型三者差異之性狀間相關，用成分分析法研究結果表示，由 *Perennis* 向 *Spontanea* 變異之方向與 *Perennis* 向栽培型變異二方向完全不同。如上所述，*Spontanea* 型集團遺傳變異較少而用種子繁殖，每集團已適應於某環境條件中，成爲較固定的型 (type)，故可能不易單因集體內變異而變爲栽培型。與此相反，*Perennis* 型在集團內含有多量的遺傳變異，又由本文所述與栽培稻雜交後產生 Hybrid swarm，而有保存非常多量的變異之能力而觀之，*Perennis* 型不經典型的 *Spontanea* 型而到達爲栽培型之假說，可能較爲妥當。

使野生稻進化或爲栽培型之力量爲何，在栽培稻之起源研究上爲最重要的問題。如本文所述，在亞洲各地可看見，認爲屬於栽培稻與野生稻間的 Hybrid swarm 之集團。將其種子繁殖於試驗田時，由一集團分離出來自野生型至栽培型之種種植物，證明野生稻集團保存多量的遺傳變異。*Perennis* 型集團可能因除種子繁殖之外行無性繁殖因自然雜交而由外面吸收遺傳因子成爲

Hetero，此變異之一部分不分離而以 Hetero 之狀態被保存於相當長的期間。又如本文所示，*Spontanea* 集團亦有導入雜交 (Introgessive hybridization)。然而 *Spontanea* 型爲一無性植物在雜種後代所產生種種變異，以較快的速度接受淘汰。

野生稻集團與栽培稻雜交時在集團內可能產生種 (species) 之變異體。此時一般而言，栽培型植物對野生環境有淘汰不利 (Selection disadvantage) 或野生植物在栽培環境可能不利，因此因導入雜交而含有多量遺傳變異的集團，因其環境接近於栽培環境而接近於栽培型。筆者認爲在該環境條件下對集團遺傳因子型之淘汰壓力爲栽培壓力 (Cultivation pressure)，此種有自然淘汰壓力對栽培稻之發生可能有貢獻。

本研究所觀察自然雜種之集團全部來自旣存之栽培稻與野生稻之雜交結果，在栽培稻發生的歷史上有二次產物 (Secondary products) 之意思。但設最初發生過程與二次發生過程間有相同的因果關係時，可進一步說明栽培稻的起源，所有遺傳變化之開始(最初的起源)可能基於突然變異，但在不同植物各別所發生的突變，彼此組合而成爲栽培型的變異之過程中，雜交 (Hybridization) 所負任務最大。

野生植物種類雖甚多，但其中發生爲栽培型植物與人類共存者較少。稻屬植物產生栽培稻，可能由於遺傳因子型之中，有如上述考察所暗示，栽培型發生的潛在能力所致。吾人對於此種進化的潛在能力的知識甚有限。討論栽培植物之起源過程時，除能以多元體說明之情形而外，過去有栽培植物與其類緣野生植物，對其地理上分佈與遺傳因子或染色體部分 (Segments) 之共通性等之研究。但野生植物所保存遺傳因子型之何部分，對環境之變化或人爲之選拔起了何種反應而產生栽培植物者問題，均尙未明瞭。此種問題似可利用野生植物之育種試驗來解決。

摘　　要

本研究利用日本國立遺傳學研究所，岡彥一博士在印度、泰國及筆者在臺灣所採集的野生稻系統爲材料，就各種性狀調查野生稻集團間及集團內之變異，並與栽培稻變異比較，又就含有野生，栽培及其中間型之 Jeypore 系統，考察由野生稻變爲栽培稻之進化路徑。又觀察 *Spontanea* 型野生稻與栽培稻間之導入雜交及 *Perennis* 型野生稻與栽培稻間之 Hybrid swarm 等，所得結論中主要者有如下幾點：

1. 所有 *Perennis* 型集團均爲强感光性，但 *Spontanea* 型集團亦有弱感光性者。*Perennis* 型之界限日照時間，以集團內變異爲大，而 *Spontanea* 型之感光性指數以集團內變異爲大。

2. 種子休眠性與與脫粒性，野性型較栽培型爲大。野生稻中 *Spontanea* 型之種子大，花粉稔性高再生力弱。穗長、植高、葉舌長、花藥之長度等而言，*Perennis* 型較大。*Perennis* 型對此等性狀一般集團內變異大而集團間變異小。*Spontanea* 型集團間變異大，而集團內之變異小。

3. 由野生稻集團內變異所推算之雜交率因推算方法不同而不同，但假定遺傳因子間有顯性作用，同時有淘汰作用時所計算的結果爲30–40%。

4. 就野生稻集團間及栽培稻品種變異，計算性狀間之相關係數，用要因分析法由相關行列抽出第 1 及第 2 成分。將之各爲縱軸與橫軸，並將調查性狀分佈於圖面時，即可看出野生型與栽培型之間有共同與不同部分，由兩者之性狀變異可知其遺傳的背景略爲不同。

5. 由印度 Orissa 州山地之 Jeypore 地區所採系統，可分爲野生與栽培二型，但均包括野生～栽培之中間型，自野生稻至栽培稻之變異爲連續變異。製作野生型對栽培型及印度型對日本型之判別式，調查 Jeypore 系統之變異。野生稻及 Jeypore 系統接近於野生稻者看不出印度型與日本型之分化，但愈接近栽培型者可發現少數的日本型稻。

6. 將印度 Raipur 地區以水田雜草狀態所生長的野生稻（*Spontanea* 型），與典型的 *Spontanea* 及栽培稻作比較。雜草化野生稻之各性狀屬於栽培及野生之中間型，因此認爲由栽

培稻與野生稻之導入雜交（Interogression）之結果所生者。比較此等集團之環境條件，認爲野生稻與栽培稻之雜交所生集團，隨生長當地之栽培壓力而漸變爲栽培型。

7. 在印度 Cuttack 郊外所見 *Perennis* 型之1集團 Chiengmai 郊外（糯米地帶）之1集團及臺灣野生集團（*Perennis* 型）已認爲屬於與栽培稻之 Hybrid swarm。可行無性繁殖的 *Perennis* 型野生稻，在集團內保存由於自然雜交所吸收的栽培型遺傳因子，因此繁殖種子時，可分離出屬於 *Perennis* 型，*Spontanea* 型之野生型至栽培型之種種植物。*Perennis* 型野生稻之此種性質對栽培稻之起源有重要的貢獻。

8. 基於上述之觀察結果，對野生稻之*Perennis* 型與 *Spontanea* 型之分化曾加討論，並認爲栽培型係以 *Perennis* 型爲祖先，再向 *Spontanea* 之方向變化同時發生非脫粒型之變化，兩者相互作用後所產生。

參 考 文 獻

1. Anderson, E. 1949: Introgressive hybridization. Wiley & Sons, New York, 109 pp.
2. Anderson, E. and G.L. Stebbins. 1954: Hybridization as an evolutionary stimulus. Evolution 8: 378-388.
3. Bhalerao, S.G. 1928: The wild rice (*Oryza sativa*) of the Bombay Presidency. Poona Agr. Coll. Mag., 20: 45-49.
4. Backer, C.A. 1946: The wild species of *Oryza* in the Malaya Archipelago. Blumea Suppl., 3: 45-55.
5. Butany, M.T. 1957: Natural crossing in rice. Rice News Teller, July, 1957 Issue.
6. Chatterjee, D. 1948: A modified key and enumeration of the species of *Oryza* Linn. Ind. Jour. Agr. Sci., 18: 185-192.
7. ________ 1951: A note on the origin and distribution of wild and cultivated rice. Ind. Jour. Genet., 11: 18-22.
8. Dave, B.B. 1943: The wild rice problem in the Central Provinces and its solution. Ind. Jour. Agr. Sci., 13 (1): 46-53.
9. Cotoh, K. and E. Okura, 1935: Cytological and genetical studies of *Oryza* Jap. Jour. Genet., 11: 130-131.
10. Hector, G.O. 1935: Breeding and genetics of rice in India. Proc. Workd's Grain Exh. & Conf., Regina, Canada, 1933, 2: 121-126.
11. Hinata, K. and H.I. Oka, 1960: 雜種不稔性による栽培稻および野生稻の分化の觀察，日本國立遺體學研究所年報第10號 50-51.
12. Iyama, S., H. Morishima and H.I. Oka, 1959: Inheritance of the size and shape of grains in rice. Ann. Rep. Nat. Inst. Genet., Japan. 9:
13. Morinaga, T. 1934: Cyto-genetic studies on *Oryza sativa* L. Jap. Jour. Bot., 7 (1-2): 74-106.
14. ________ and H. Kuriyama, 1943: Species hybrids in the Genus Oryza. II. N.E. 18 (5): 497-500.
15. Morishima, H. and H.I. Oka, 1960: Variation studies in wild rice species, *Oryza perennis* and *O. sativa f. spontanea*, by Multivariate analysis. Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. Japan. 10:
16. ________ and ________. 1960: The pattern of interspecific variation in the Genus *Oryza*. Its quantitative representation by statistical methods. Evolution, 14: 153-165.
17. Morishima, H. and H.I. Oka, and W.T. Chang, 1961: Directions of differentiation in populations of wild rice, *Oryza perennis* and *O. sativa f. spontanea*. Evolution (In press).
18. Narise, T., and K.I. Sakai, 1960: Competition experiment with wild rice. Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. Japan. 10:
19. Nei, M. 1953: Mathematical studies on the breeding behavior of partially allogamous plants. Jap. Jour. Breed., 3: 1-5.
20. Oka, H.I. 1953: Variation of characters and character combinations among rice varieties. Jap. Jour. Breed., 3: 33-43.
21. ________, 1953: Varietal variation of the responses to day-length and temperature and the number of days of growing period. Jap. Jour. Breed. 4: 92-100.

22. ________, 1956: Observations on natural populations of Formosan wild rice. Ann. Rep. Nat. Inst. Genet., Japan, 6: 46-47.
23. ________, 1956: Variation in fertilizer response among rice varieties. Jour. Agr. Assoc. China, New Series 13: 35-42.
24. ________, 1957: Change of population genotype due to gametic and zygotic selections in hybrids between distantly related varieties of rice. Prod. Intern. Genet. Symposia, 1956, 482-490.
25. ________, 1958: Photoperiodic adaptation to latitude in rice varieties. Phyton, 11:153-160.
26. ________, and W.T. Chang, 1959: The impact of cultivation on populations of wild rice, *Oryza sativa f. spontanea*. Phyton. 13: 105-117.
27. ________, ________, and T. Narise, 1959: A preliminary note on wild and cultivated rice strains collected from the mountain region of Orissa State, India. Ann. Rep. Nat. Inst. Gent. Japan. 9:
28. Roshevicz, R.J., 1931: A contribution to the knowledge of rice. Bull. Appl. Bot. Genet. & Pl. Breed., 27: 3-133.
29. Sampath, S. and M. B. V. Narasinga, 1951: Interrelationship between species in the Genus *Oryza*. Indi. Jour. Genet. & Pl. Breed., 11 (1): 14-17.
30. ________ and S. Govidaswami, 1958: Wild rices of Orissa and their relationship to cultivated rices. Rice News Teller 6 (3): 17-20.
31. Sakai, K.I., and S. Iyama, 1957: Statistical studies on the breeding behavior of wild populations of Setaria pumilah. Ann. Rep. Nat. Nat. Inst. Genet. Japan, 7: 53-55.
32. Stebbins, G.I., 1958: Longevity, habitat and release of genetic variability in the higher plants. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 23: 365-378.
33. Ting, Y., 1949: Origination of rice cultivation in China. Agr. Bull. No. 7, Coll. Agr. Sun Yat Sen Univ.
34. Watt, C., 1891-93: Dictionary of the economic products of India. Vol. I-VI.

STUDIES ON THE POPULATION GENETICS IN WILD RICE

by

WEN-TSAI CHANG[1]

ENGLISH SUMMARY

Studies on the origin of most crop plants have been cytogenetically put forward In rice, however, no polyploid relation is found between the cultivated species, *Oryza sativa*, and wild ones in close relation to it. *O. perennis* and other. They have the same chromosome number, n = 12, and the F_1 hybrids do not show a disturbance in chromosome pairing. On the other hand, variations in various characters are quite rich. Population genetic study of the variation may then be an important line of approach to the origin of cultivated rice. From this view-point, the writer has engaged in this work in cooperation with the National Institute of Genetics, Japan.

The wild rices used were collected by Dr. H.I. Oka of the above mentioned Institute, from varions localities of India in October-December 1957, and from Thailand in Nevember-December, 1958. The wild rice of Taiwan was collected by

(1) Late Professor of Taiwan Provincial Chung Hsing University and Research Fellow of Taiwan Agricultural Research Institute

the writer in October, 1957. In addition, about 80 rice strains from various Asian countries (including both the *indica* and *japonica* types) were used for the sake of comparison. Further, a number of strains collected from Jeypore Tract, India, in which many intermediate plants between wild and cultivated types were included, were observed.

The seeds taken from many plants of respective wild populations, as well as those taken on a single plant basis, were grown and investigated in experimental fields of the Taiwan Prov. Chung-Hsin University, Taichung, in 1958, 1959 and 1960. Records were taken for various characters on an individual plant basis. According to Dr. Oka, the plants seemingly belonging to *O. perennis* were in water reservoirs of deep swamps and had rhizomes, while those showing the characteristics of *O. sativa* f. *spontanea* were found in relatively shallow swamps and had no rhizomes. Between the two species, however, many intermediate forms were found so that the two species could not be clearly distinguished from each other. Therefore, the populations observed were classified into *perennis*, *intermediate* and *spontanea* types according to the classification of Morishima and Oka (1960), and were compared.

The main conclusions reached were as follows:

1. Plants of the *perennis* type showed a strong response to photo-period, while those of the *spontanea* type had relatively weak responses. The former type showed wider range of winthin-populational variation in critical day-length than the latter. The *spontanea* type, however, showed a wide variation in photoperiodic sensitivity. From these facts, differences of the two types in the mode of adaptation to habitat was discussed.

2. Variations in various other characters were observed comparing wild and cultivated types. Characters most sharply differentiating the two types were dormancy of seeds and grain shedding. Comparing the *perennis* and *spontanea* types, the latter had larger seeds, higher fertility and lower regenerating ability than the former. It was found further that in plant height, lengths of panicle, ligule and another, and in other characters, *perennis* had larger within-populational variance than *spontanea*, but the latter varied among populations on wider range than the former.

3. The percentage of out-crossing, estimated from the results of analysis of variance components for seed size and other characters, differed according to the biometrical methods used. The values estimated taking the effects of dominance and natural selection into consideration were 30-40% in wild rice.

4. The multi-variate variations in these wild populations and cultivated varieties were then studied by factor analysis methods. From matrices of correlation coefficients between characters, principal components were extracted, and the characters were scattered on the plane defined by the component axes. The wild and cultivated types showed different distribution patterns, suggesting that they have different genetic backgrounds.

5. Strains collected from the Jeypore Tract, India, comprised both wild (not controlled by man) and cultivated ones, but in both of the two groups many intermediate wild-cultivated types were found forming a continuous array of intergrades between the two types. The variation was then studied by using two discriminant functions, one for classifying wild and cultivated typed, and the other for classifying the *indica* and *japonica* types. Differentiation into the *indica* and *japonica* types was found among strains approaching cultivated rice. The same was also found from the variation in pollen fertility of their F_1s with certain test strains of cultivated type.

6. Populations of *perennis* type growing in a grassland, near rice fields and in a rice field as a weed, and the cultivated variety in the rice field, were collected from a village near Raipur, India. The wild plants growing in or in proximity of the rice fields appeared to be intermediate between wild and cultivated plants in various characters. This situation might have resulted from introgression of genes of cultivated rice, while the envirommental conditions of those intermediate population would be near that in rice fields. It was hypothetically postulated that a population of hybrid origin may acquire characters of cultivated rice in accordance with the "pressure of cultivation" under which the population grows.

7. A population of *perennis* type found in the suburb of Cuttack, India, and another in the suburb of Chiengmai, Thailand as well as the wild rice populations of Taiwan were found to be hybrid swarms. It was pointed out from studies of those population that a population of *perennis* type, which can be propagated asexually, might have an ability to preserve a great amount of genetic variability which, if released, could cover the wide range from wild to cultivated types, and this ability might have played an important role in the origin of cultivated rice. It was then inferred that *perennis* could be a more plausible ancestral species of cultivated rice than *spontanea.*